Rev. Écol. Biol. Sol, 1984, **21** (3) : 329-346.

Mode de colonisation d'une bûche de bois mort par deux espèces d'insectes saprophages

PAR

G. VANNIER * et G. KILBERTUS **

* *ER 204 du CNRS, Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France*

** *ER 204 du CNRS, Laboratoire de Microbiologie, B.P. 239, 54506 Vandœuvre, France*

Synopsis: Two Collembolan species, *Folsomia candida* (Willem) and *Willowsia buski* (Lubbock) colonize Birch decayed logs in occupying distinct areas, so that they can share the same ecological unit without competition for food. Comparative measurements of transpiration rate, cuticular permeability and thermoresistance can give adequate evidences in explaining why these saprophagous species live apart from each other in decaying tree logs.

Key words: Wood decaying, Collembola, transpiration rate, cuticular permeability, thermoresistance, food resources.

INTRODUCTION

Trois raisons nous ont poussés à étudier le mode de colonisation d'une bûche de bois mort par deux espèces d'Insectes Collemboles. Du point de vue de l'écologie fondamentale, nous pensons que c'est en étudiant en détail chaque compartiment de l'écosystème forestier que nous pourrons comprendre le fonctionnement de l'ensemble. Un tronc abattu, une branche ou une bûche sur le sol constituent une unité écologique particulière qui abrite une microflore et une faune caractéristiques et qui possède un microclimat qui se distingue des conditions climatiques régnant dans d'autres parties de l'écosystème. D'un point de vue écophysiologique, la bûche de bois, bien délimitée dans l'espace et dans le temps, se prête à la modélisation en laboratoire et

Reçu le 29-11-83.
Accepté le 22-2-84.

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE BIOLOGIE DU SOL - 0035-1822/84/03 329 18 $ 3.80

permet d'observer comment les espèces animales se partagent les surfaces disponibles en fonction de leurs exigences alimentaires ou de leurs capacités d'adaptation physiologique. D'un point de vue économique, il nous semble opportun que l'écologiste fondamentaliste puisse se préoccuper des problèmes de conservation des bois au niveau du stockage sur les zones d'abattage ou dans les entrepôts. Il peut en outre aider à mettre au point des protocoles de transformation des déchets en produits de compostage dans lesquels interviennent conjointement les microorganismes fongiques et bactériens et les invertébrés saprophages.

La longévité du bois abattu ou déraciné dépend des conditions climatiques soit sur les lieux d'exploitation forestière, soit dans les entrepôts après les premiers travaux d'équarrissage. En atmosphère sèche, toutes les espèces de bois peuvent résister plus ou moins indéfiniment. Selon SMITH (1959), les dommages causés au bois proviennent principalement de phénomènes d'usure, d'attaques chimiques et de certaines espèces d'insectes xylophages, mais, à l'échelle de la planète, la quantité de bois détruite par ces causes est en réalité infime. En revanche, le bois abattu devient très vulnérable lorsqu'il est exposé à des conditions de forte humidité et peut être détruit dans une temps relativement court. Cette destruction est surtout le résultat d'attaques de champignons spécifiques, principalement des Basidiomycètes (FINDLAY, 1958) ou de bactéries dégradant les écorces au contact du sol (DESCHAMPS *et al.*, 1980). Les dégâts occasionnés par les microorganismes représentent une perte annuelle si forte qu'il est impossible de la chiffrer. Même après divers traitements chimiques, le bois d'œuvre en contact avec le sol ne peut à l'heure actuelle être couvert au mieux que par une garantie décennale.

La dégradation du bois est un processus long et compliqué qui dépend non seulement de la structure complexe de la matière elle-même, mais aussi de facteurs physiques et chimiques et des interactions qui se développent entre les microorganismes et le bois, et entre les microorganismes eux-mêmes (KÄÄRIK, 1974). La faune du sol est présente à toutes les étapes de la dégradation du bois et ses représentants corticoles ou humicoles ne sont pas seulement les simples accompagnateurs des microorganismes dont ils tirent directement ou indirectement leur nourriture. Leur rôle principal est de fragmenter le substrat et favoriser l'installation des germes microbiens, mais afin de conquérir tous les milieux de la décomposition du bois, qu'ils soient secs ou humides, froids ou chauds, les animaux doivent aussi déployer des stratégies pour s'adapter à leur nouvel environnement.

Notre étude se place précisément dans cette optique écophysiologique afin de montrer à l'aide d'exemples précis comment des espèces animales colonisatrices se sont adaptées, et se partagent dans les espaces offerts par une bûche de bois mort en contact avec le sol et qui se décompose lentement.

Les zoologistes du sol ont le plus souvent étudié la décomposition des litières de forêts sous l'action de la faune en prenant comme exemple les feuilles mortes, et relativement peu de travaux ont été consacrés à la dégradation du bois mort (VANNIER, 1983). Avant d'exposer nos propres résultats, nous pensons qu'il est utile de présenter, ci-après, une brève compilation de travaux dans lesquels quelques zoologistes se sont illustrés pour discerner les principales étapes de la décomposition du bois.

I. — CARACTÉRISATION DES DIFFÉRENTES ÉTAPES DE LA DÉCOMPOSITION DU BOIS MORT

Selon l'angle sous lequel on étudie la dégradation du bois, il y a plusieurs critères pour reconnaître les différentes étapes de la décomposition du bois.

En étudiant la résistance mécanique de 130 espèces de bois sous la forme de piquets (66 × 5 × 5 cm) enfoncés dans un sol du Norfolk en Grande-Bretagne, SMITH (1959) a reconnu 5 catégories de durabilité : 1) *périssables* (5 années ou moins) ; 2) *non-durables* (5 à 10 années) ; 3) *modérément durables* (10-15 années) ; 4) *durables* (15-25 années) ; 5) *très durables* (au-delà de 25 années). La plupart des essences feuillues et résineuses européennes sont classées dans la catégorie des bois périssables. Parmi de nombreuses essences feuillues on trouve dans la catégorie des non-durables seulement l'Orme, dans celles des modérément durables le Noyer et dans celles des durables le Chêne. Il n'existe pas d'essences européennes dans la catégorie des très durables.

Dans sa synthèse sur le rôle des insectes xylophages dans la dégradation du bois mort, DAJOZ (1974) rappelle la classification de PAWLOWSKY (1961) qui distingue quatre stades de la décomposition selon les propriétés physiques du bois. *Premier stade* : le bois et l'écorce conservent leur dureté ; le bois ne peut être attaqué que par un outil métallique ; l'écorce se détache parfois en grands lambeaux. *Deuxième stade* : le bois commence à pourrir, il devient plus fragile et de teinte grise ou jaune ; l'écorce tombe fréquemment et à partir de ce stade le bois peut être attaqué à l'ongle. *Troisième stade* : le bois prend une couleur brune et la consistance du liège. *Quatrième stade* : le bois perd sa forme propre en devenant encore plus friable, sa consistance est fibreuse ou spongieuse ; il a une teneur en eau maximale et celle-ci apparaît souvent par simple pression du doigt. Cette classification établie par un zoologiste appelle une remarque d'ordre microbiologique de notre part ; en effet, la couleur brune caractérisant le troisième stade est due à des pourritures brunes qui, en aucun cas, ne peuvent donner ultérieurement une consistance fibreuse et spongieuse au bois qui est en fait le résultat des attaques par les pourritures blanches. A notre avis, le troisième et le quatrième stades décrits par PAWLOWSKY constituent deux phases finales distinctes de la décomposition du bois.

Les successions de faunes d'invertébrés dans les troncs abattus jusqu'à leur complète destruction ont retenu l'attention des zoologistes depuis près d'un siècle. Ce sont surtout les vagues successives d'insectes Coléoptères qui ont été décrites comme caractéristiques de l'état de décomposition du bois (TONWSEND, 1886 ; FELT, 1906 ; ADAMS, 1915 ; BLACKMAN et STAGE, 1918 ; GRAHAM, 1925 ; INGLES, 1933). A notre connaissance, c'est SAVELY (1939) qui a effectué l'étude écologique la plus complète en détaillant année après année les successions animales dans la décomposition de 155 bûches de pins et 125 bûches de chêne en Caroline du Nord (U.S.A.). Ses observations faunistiques ont été complétées par une analyse fine du microclimat des bûches comme l'avait enseigné GRAHAM (1920, 1922, 1924) quelques années auparavant, et par une série d'examens microscopiques des contenus digestifs et des fèces selon la méthode prescrite par FORBES (1883) qui étudia le régime alimentaire des Coléoptères Carabiques prédateurs. En prenant comme exemple la décomposition de tronçons de bois de pin (30 à 60 cm de diamètre de 2 mètres de longueur) SAVELY (1939) montra que les premiers animaux pénétrant dans le bois sont les Coléoptères Cerambycides, Buprestes et Scolytes qui se nourrissent du phloème (à ce propos, LEACH *et al.*, 1937, ont été parmi les premiers chercheurs à établir un lien entre la présence de ces Insectes, et le développement des champignons à l'intérieur du bois). Au cours de la deuxième année, l'aubier se ramollit et de nombreuses espèces subcorticoles s'installent. Au cours de la troisième année, la dis-

TAB. I

Étude de la succession des faunes dans les bûches de pins (*Pinus echinata* Mill et *Pinus taeda* L.) et de chênes (*Quercus alba* L., *Quercus borealis*, *Quercus velutina* Lam. et *Quercus stellata* Wang) au cours de leur décomposition (d'après les relevés de SAVELY, 1939)

Groupes zoologiques	Nombre d'espèces récoltées dans les bûches de bois mort							
	1re année		2e année		3e année		4e année	
	PINS n = 50	CHÊNES n = 40	PINS n = 50	CHÊNES n = 40	PINS n = 30	CHÊNES n = 25	PINS n = 35	CHÊNES n = 20
INSECTES	81	19	49	65	39	70	25	68
— Collembola	6	4	6	6	4	3	4	3
— Thysanura	1	—	1	1	—	—	—	1
— Zoraptera	—	—	—	1	—	1	—	—
— Isoptera	—	—	1	1	1	1	—	1
— Orthoptera	1	1	1	1	1	1	1	1
— Heteroptera	1	—	—	—	—	1	—	—
— Hemoptera	1	—	—	—	—	1	—	—
— Coleoptera	55	2	36	42	26	51	14	48
— Hymenoptera	7	9	—	9	4	6	3	8
— Diptera	9	3	4	4	3	4	3	5
— Lepidoptera	—	—	—	—	—	1	—	1
MYRIAPODA	4	2	4	6	6	8	2	8
ACARINA	3	9	3	9	4	11	3	9
CHELONETHIDA	4	2	3	2	—	1	—	1
MOLLUSCA	—	—	2	3	3	5	2	7
ANNELIDA	—	—	—	—	1	1	—	1
Total des espèces	92	32	61	85	53	96	32	94

parition de l'écorce des bûches de petit diamètre entraîne une forte diminution de la faune subcorticole ainsi qu'une disparition quasi-totale des premiers envahisseurs ; puis on assiste à l'invasion d'animaux venant de l'édaphon. En raison de l'importance relative de son bois de cœur, le chêne semble abriter un plus grand nombre d'espèces et pendant une plus longue période (Tab. I). Si de nombreuses espèces d'insectes sont communes aux pins et aux chênes, ce sont principalement les espèces pionnières, inféodées à la nature du phloème en décomposition, qui sont différentes. Comme l'avait justement remarqué ADAMS (1915), lorsque le bois en décomposition commence à s'incorporer à l'humus du sol, la composition spécifique des communautés animales est de plus en plus semblable entre les différents types d'essences forestières.

Plus près de nous, DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951) a décrit les successions de faunes dans un tronc sous climat tropical en Côte-d'Ivoire après les premières

invasions d'insectes xylophages (Cérambycides, Platypodides, Cucujides, Brenthides, etc...) qui ont favorisé la pénétration du bois par les microorganismes.

— *Premier stade* : prise de contact avec le sol humide avec le début du travail de destruction du bois par les champignons et les bactéries suivis par un cortège de faunes nettement corticoles comprenant des Collemboles des Termites, des Grillons, des Blattes, des Hémiptères, des Coléoptères Psélaphides, des Peudoscorpions ainsi que des Zoraptères. — *Deuxième stade* : colonisation par le sol, remontée des faunes humicoles. Les Termites creusent un réseau de galeries de plus en plus dense, puis suivent les Oligochètes, les Isopodes, les Symphyles et les Pauropodes. A ce stade, l'humidité a gagné toute la masse du tronc. — *Troisième stade* : absorption par le sol, la faune est presque exclusivement humicole avec principalement des Acariens et des Collemboles ; il n'y a plus d'espèces corticoles, le tronc ayant atteint une structure spongieuse homogène qui s'incorpore au complexe humique du sol.

En étudiant les populations de Coléoptères qui se succèdent dans les troncs morts de chêne et de hêtre, dans la forêt de la Massane (Pyrénées-Orientales), DAJOZ (1967) a distingué les faunes de l'écorce des faunes du bois proprement dit. Premier stade de 1 à 4 ans après la mort de l'arbre, stade à *Buprestidae* et *Cerambycidae* pour l'écorce et à dominante *Cerambycidae* pour le bois. Deuxième stade, 3 à 7 ans après la mort de l'arbre, stade à *Cerambycidae* et *Cucujidae* pour l'écorce et à *Anobiidae* pour le bois. Troisième stade après 3 ou 4 années d'attaque par les Champignons, stade à *Pyrochroa* pour l'écorce et à *Lucanidae* et *Tenebrionidae* pour le bois. Lorsque les larves de Lucanides ont achevé leur travail de sape, le rôle prédominant des Coléoptères est terminé. Il demeure cependant quelques espèces hygrophiles caractéristiques des milieux organiques fortement dégradés appartenant à des familles humicoles telles que *Pselaphidae, Ptiliidae* et divers autres microcoléoptères ainsi qu'une faune des stades de décomposition précédents : *Tenebrionidae, Alleculidae* et *Scarabaeidae.* Ce sont surtout des Formicidés, des Diptères et des Collemboles, puis des Invertébrés autres que les insectes qui achèveront de transformer le bois en terreau (Nématodes, Lumbricides, Enchytréides, Diplopodes, Crustacés Oniscoïdes, Gastropodes). Cette modification du spectre faunistique coïncide avec une profonde transformation du bois qui a perdu ses propriétés physiques et a subi des modifications chimiques principalement sous l'action des Champignons et des bactéries. Le célèbre entomologiste italien SILVESTRI (1913) a créé le terme *saproxylique* pour désigner les milieux constitués par le bois mort en état de décomposition avancée et colonisés par des faunes humicoles qui forment des associations d'espèces caractéristiques (espèces *saproxylophiles*).

Cette revue bibliographique qui ne se veut pas exhaustive rend suffisamment compte de l'orientation des travaux effectués par les écologistes pour caractériser les principales étapes de la décomposition du bois. Notre contribution ne sera pas de refaire ce qui a été déjà établi à propos de la chronologie des successions de faunes, mais de montrer plutôt à l'aide d'un exemple précis comment deux espèces animales s'organisent et se partagent les espaces offerts par une bûche de bois mort en contact avec le sol et qui se décompose lentement.

II. — DESCRIPTION DU MATÉRIEL BIOLOGIQUE UTILISÉ DANS LE MODÈLE EXPÉRIMENTAL DE BIODÉGRADATION

Nous avons réalisé un modèle expérimental dans le sous-sol d'un laboratoire (température : 20° C) à partir d'une série de 10 bûches de Bouleau (*Betula alba* L.).

Le bois utilisé provient de l'abattage de plusieurs bouleaux (*Betula alba* Linné) dans une forêt de la région de Nancy au cours de l'hiver 1979-1980. Après avoir été

débité en tronçons de 40 cm de longueur le bois a été séché à l'air pendant 3 mois. Une série de 10 bûches ayant un diamètre de 30 cm ont été sélectionnées pour être déposées dans un bac contenant une couche de sol brun calcaire, préalablement séché à 60° C, puis réhumidifié et maintenu à la capacité au champ (pF 2,5).

Pendant une année, les bûches ont servi de substrat nutritif à un Basidiomycète de la famille des Agaricacées : *Pleurotus* sp (dit « Pleurote du Québec ») qui se différencie de *Pleurotus oetreacus* Jacq. par la teinte blanche de son carpophore et par le fait qu'il ne nécessite pas de choc thermique pour fructifier. Il développe dans le bois une pourriture blanche typique.

Cette espèce, après fourniture de carpophores comestibles, envahit uniformément le substrat (observation réalisée directement en microscopies photonique et électronique). Elle provoque après une année d'incubation, des pertes de poids comprises entre 30 et 35%. Le bois a alors subi un blanchiment très net et il devient très friable.

Dans la nature, DAJOZ (1967) a pu compter jusqu'à 85 espèces de Coléoptères au cours de la décomposition de *P. ostreatus*.

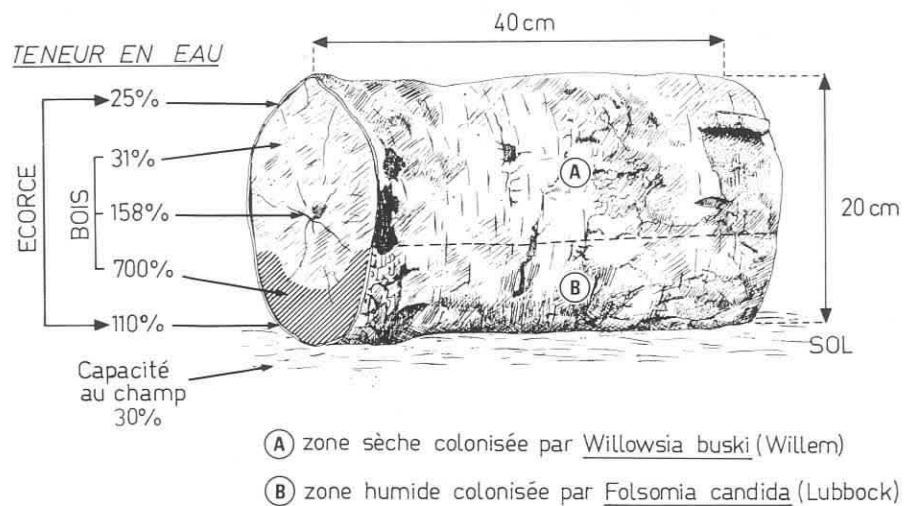


FIG. 1. — Schéma d'une bûche de Bouleau servant de modèle de biodégradation et colonisée par deux espèces de Collemboles.

Après la disparition des Pleurotes, les bûches de Bouleau ont encore conservé leur forme primitive intacte (Fig. 1), leur état de décomposition étant comparable au deuxième stade décrit par PAWLOWSKY (1961) que nous avons rappelé en introduction. Notre attention a été attirée par la présence de deux espèces d'insectes Collemboles qui se partageaient l'espace offert par les bûches de Bouleau selon deux zones distinctes (Fig. 1) : une zone supérieure sèche occupée par un Entomobryidae, *Willowsia buski* (Lubbock) (Fig. 2), et une zone humide en contact avec le sol habitée par un Isotomidae, *Folsomia candida* (Willem) (Fig. 3). Ces deux espèces de Collemboles ne sont pas artificiellement réunies sur les bûches de Bouleau, elles appartiennent à des synusies bien définies que l'on rencontre dans la nature. GISIN (1943) a décrit

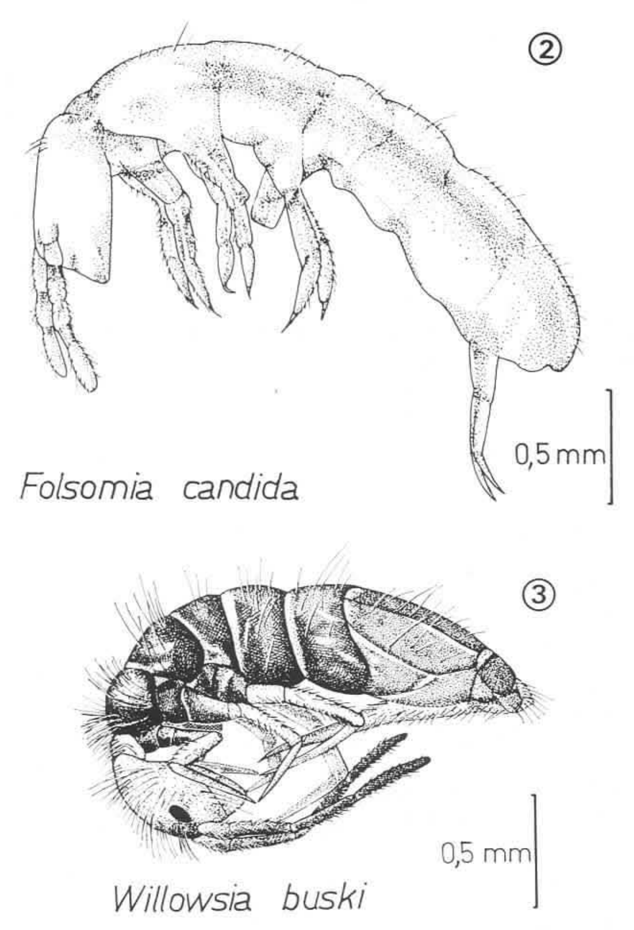


FIG. 2. — Habitus de *Willowsia buski* (Lubbock), insecte Collembole de la Famille des Isotomidae, *sensu* GISIN (1960).
FIG. 3. — Habitus de *Folsomia candida* (Willem), insecte Collembole de la famille des Isotomidae, *sensu* GISIN (1960).

les synusies à *Willowsia* caractérisant les milieux corticoles avec les espèces *Willowsia nigromaculata* et *Willowsia buski* pouvant être accompagnées par *Isotoma arborea, Anurophorus laricis, Xenylla maritima, Entomobrya nivalis* et *arborea, Orchesella cincta* et *Frisea claviseta* ; les synusies à *Tullbergia* groupant des espèces euédaphiques dans lesquelles on trouve *Folsomia candida* en concurrence avec de nombreuses espèces hygrophiles et saproxylophiles. Dans la nature, *Folsomia candida* ne se rencontre qu'en de rares exemplaires de sorte que PONGE (1980) n'a pu caractériser cette espèce comme indicatrice du bois en décomposition dans son étude sur les biocénoses de Collemboles peuplant la Forêt de Sénart (Essonne). Cependant dans ses relevés faunistiques conservés en archives au laboratoire d'Écologie générale à Brunoy, PONGE signale *Folsomia candida* à deux reprises dans le terreau d'une souche de chêne en voie de décomposition.

Willowsia buski et *Folsomia candida* ont été les deux seules espèces de Collemboles à s'accommoder des conditions expérimentales que nous avons imposées au modèle pendant plus de deux années *. Nous n'avons pas recueilli d'informations concernant les autres espèces sympatriques qui ont été éliminées par le jeu de la compétition interspécifique.

La répartition de l'humidité dans les bûches est si tranchée qu'elle semble obéir à des modalités différentes (Fig. 1). La fibre de bois, aussi bien que les cellules qui la constituent, peut être envisagée comme une chaîne discontinue de micelles indépendantes et séparées par des vides intermicellaires de sorte que l'absorption d'eau par le bois se réfère à deux phases bien distinctes. Iablokoff (1947) a décrit les deux phases de l'imbibition du bois par un liquide : « *La première phase* se rapporte à l'absorption du liquide, jusqu'à saturation, par la cellulose des micelles indépendantes. Suivant les éléments secondaires, tels que lignine, tannin, etc., qui imprègnent les parois des fibres, suivant les éléments, tels que l'amidon, les saccharoses, les glucides, etc., contenus dans les cellules mêmes, la saturation par l'eau d'une fibre de bois peut varier entre 25 % et 35 % du poids du bois sec. *La deuxième phase* comporte le remplissage des vides intermicellaires, qui, suivant leur importance par rapport au volume des micelles, permettent une absorption de liquide pouvant atteindre et même dépasser 200 % du bois sec, comme c'est le cas du peuplier, par exemple, en présence de l'eau. »

Si l'eau intermicellaire s'évapore relativement facilement, il n'en va pas de même pour l'eau d'imbibition de la cellulose qui ne s'évapore que bien plus lentement, si bien que dans nos régions un bois dit séché à l'air contient encore au moins 15 à 28 % d'eau. Au cours de son vieillissement, le bois peut accroître sa capacité d'échange hydrique, ce qui a permis à Iablokoff d'écrire : « l'arbre mort ou déraciné (également les planches) fonctionne comme une éponge et il doit être considéré comme un volant hygrométrique à très forte inertie ».

La zone occupée par *Willowskia buski* correspond à la phase d'imbibition micellaire qui est en équilibre hygroscopique avec le degré hygrométrique de l'air environnant (H.R. 50 %), elle possède toutes les caractéristiques du milieu corticole que l'on rencontre dans l'écosystème forestier.

La zone occupée par *Folsomia candida* se trouve à un stade de décomposition plus avancé que la zone supérieure et offre une rétention hydrique très importante. Dans cette partie, le bois présente un aspect spongieux qui constitue une structure d'accueil pour les formes humicoles et édaphiques.

L'occupation uniforme du substrat et l'action antagoniste du Basidiomycète expliquent partiellement la pauvreté qualitative de la microflore présente et le peu de différence constatée entre les deux milieux.

Des études successives (observations directes, études sur milieux de culture) n'ont permis d'isoler que quatre espèces de champignons (*Trichoderma*

* Les deux espèces pullulaient dans leur biotope respectif au point qu'il n'a pas été possible d'en donner une estimation précise sous la forme de densités par unité de surface ou de masse. Le plus grand nombre de *Willowsia buski* se tenait de préférence entre le bois et l'écorce, alors qu'un nombre plus restreint sans cesse en mouvement effectuait des raids à la surface de l'écorce de Bouleau. La majorité des *Folsomia candida* se cantonnait principalement dans la partie humide de la bûche en contact avec le sol, quelques individus seulement réussissaient à pénétrer dans la masse spongieuse du bois.

viride, Penicillium sp1 et sp2, *Pleurotus* sp : sur milieu à l'extrait de malt) et deux bactéries (*Pseudomonas* sp et un germe Gram- sur bouillon nutritif) (Tab. II).

TAB. II

Germes rencontrés sur milieux de culture et par observation directe sur les deux substrats étudiés

Microorganismes	Sec	Humide
Trichoderma viride	+++	++
Penicillium sp1	+	++
Penicillium sp2	++	—
Pleurotus sp	+++	++++
Pseudomonas sp	+	++
Bactérie Gram-	+	+

Cette relative uniformité ne permet donc pas d'expliquer la répartition différente des deux espèces de Collemboles dans les bûches.

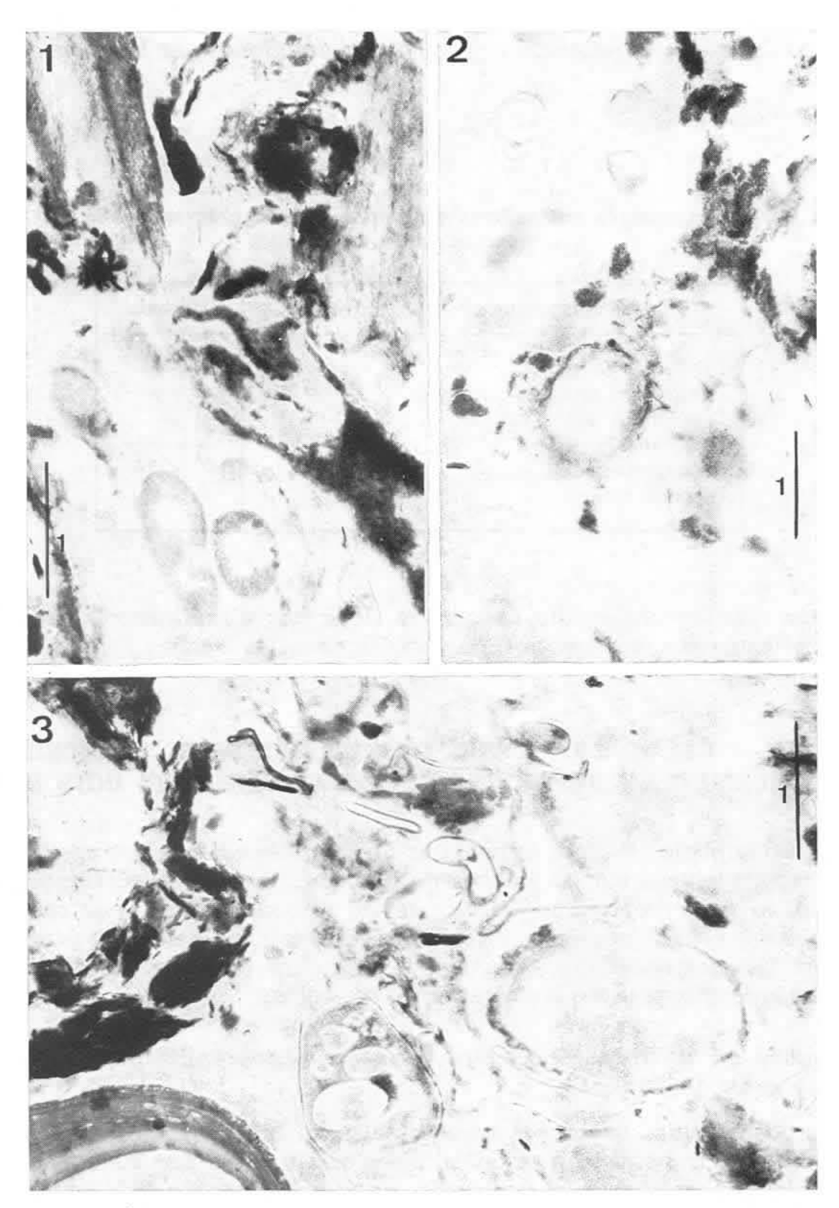
III. — ÉTUDE ÉCOPHYSIOLOGIQUE DES DEUX ESPÈCES DE COLLEMBOLES RÉPARTIES SUR LES BUCHES DE BOIS MORT

Les Collemboles *Willowsia buski* et *Folsomia candida* n'ont pas été introduits artificiellement sur les bûches de bouleau, ils se sont développés spontanément à partir de souches provenant du milieu naturel. Leur répartition correspond à un partage de territoire dont le déterminisme peut être recherché, soit dans les habitudes alimentaires, soit dans les capacités d'adaptation physiologique à supporter les conditions du milieu.

A) Études en microscopie électronique du régime alimentaire des deux espèces de Collemboles.

Les observations de coupes transversales du tube digestif en microscopie électronique à transmission selon la technique utilisée par REISINGER (1972) sur l'Acarien *Tyrophagus putrescentiae* et par KILBERTUS et VANNIER (1979) sur les Collemboles *Tomocerus minor, Allacma fusca, Orchesella villosa* et *Orchesella cincta,* n'ont permis de montrer que de légères différences entre les contenus intestinaux d'une vingtaine d'individus de chaque espèce pris au hasard dans leur zone d'exploitation.

Le tube digestif de *Folsomia candida* contient beaucoup de bactéries des débris de champignons et des divers tissus ligneux (Pl. I, cliché 1). De telles images avaient déjà été recueillies par TOUCHOT *et al.* (1983) chez la même espèce élevée sur des feuilles de charme et de chêne (Pl. I, cliché 2).



PL. I. — Étude en microscopie électronique à transmission de coupes transversales du tube digestif chez les deux espèces de Collemboles. (Échelles en micromètre).

Cliché 1 : Contenu intestinal de *Folsomia candida* montrant des débris végétaux, des résidus fongiques et des bactéries. *Cliché 2* : Contenu intestinal de *Folsomia candida* élevée sur des feuilles de Charme montrant les mêmes éléments (cf. TOUCHOT *et al.*, 1983). *Cliché 3* : Contenu intestinal de *Willowsia buski* révélant la présence de mycelium en grande quantité associé à des débris ligneux, et de quelques bactéries.

L'examen du tube digestif de *Willowskia buski* a révélé les mêmes éléments dans le contenu intestinal avec cependant de plus grandes quantités de débris fongiques (Pl. I, cliché 3). Cette légère différence est à mettre en relation avec les exigences hydriques de deux catégories de microorganismes ingérés par les deux espèces ; en effet, les champignons nécessitent moins d'eau pour se développer que les bactéries et constituent la base de l'alimentation de *Willowsia buski* dans la zone sèche, en revanche, les bactéries sont très actives dans la zone humide et font régulièrement partie du bol alimentaire de *Folsomia candida*.

B) **Étude comparée de la transpiration chez les deux espèces de Collemboles.**

La méthode d'analyse utilisée ici a pour but de montrer les capacités de résistance de chaque espèce aux contraintes du microclimat (pouvoir évaporant de l'air, élévation de température). En d'autres termes, il s'agit de déterminer le degré d'hygrophilie ou de xérophilie d'une espèce selon la position qu'elle occupe dans l'écosystème. Cette méthode a déjà été éprouvée sur des Collemboles épigés et cavernicoles (VANNIER et VERDIER, 1981), sur des Cafards du désert côtier d'Égypte (VANNIER et GHABBOUR, 1983), sur des Lépidoptères kératophages (CHAUVIN et VANNIER, 1984) et sur des Diptères aptères (VANNIER, 1981). Elle consiste à mesurer à l'aide d'une électrobalance CAHN RG le flux d'évaporation corporelle ($mg/mm^2/mn$) d'un individu au cours d'un accroissement continu de la température ambiante (de 10 à 60° C, à raison de 0,5° C par minute) et en air sec pour éviter toute reprise d'eau atmosphérique. On obtient ensuite la perméabilité cuticulaire en pondérant chaque valeur du flux d'évaporation corporelle par la valeur du déficit de saturation de l'air (mm/Hg) à la température de l'instant donné. Les surfaces cuticulaires sont mesurées en planimétrant l'image de chaque animal projetée à travers un banc optique.

Les diagrammes de transpiration et de perméabilité cuticulaire sont établis à partir de valeurs moyennes obtenues sur 6 individus adultes de chaque espèce.

Le poids frais moyen des 6 individus de *Folsomia candida* était de 0,164 mg (E.T. = 0,029), et leur teneur en eau moyenne de 250,4 % (E.T. = 44,7).

Le poids frais moyen des 6 individus de *Willowsia buski* était de 0,089 mg (E.T. = 0,018), et leur teneur en eau moyenne de 252,7 % (E.T. = 62,4).

1. *Évolution des taux de transpiration chez les deux espèces.*

A 10° C en atmosphère sèche, *Folsomia candida* possède un flux moyen d'évaporation corporelle égal à 6,410 10^{-4} $mg/mm^2/mn$ (E.T. = 1,579) qui s'accroît régulièrement jusqu'à atteindre un maximum vers 24° C avec une valeur de 14,665 $10^{-4}/mm^2/mn$. Le flux décroît ensuite pour s'annuler lorsque la température ambiante est de 36° C (Fig. 4).

De 10° C à 30° C, en atmosphère sèche, *Willowsia buski* perd des quantités d'eau infinitésimales, indécelables avec une microbalance de forte sensibilité (10^{-4} mg), de sorte qu'il n'est pas possible de calculer son taux de transpiration. A 30° C, la première valeur mesurable du flux d'évaporation corporelle est égale à 0,222 10^{-4} $mg/mm^2/mn$ (E.T. = 0,243) ; le flux augmente

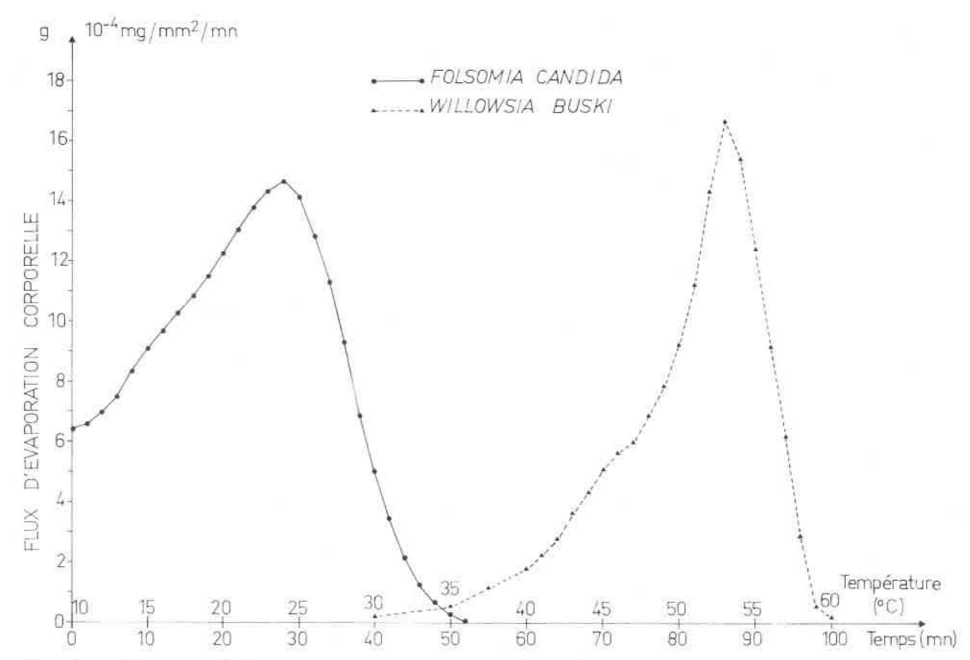


FIG. 4. — Diagrammes de transpiration en accroissement thermique (0,5° C/mn) et en atmosphère desséchée de *Folsomia candida* (Willem), espèce humicole, et de *Willowsia buski* (Lubbock), espèce corticole.

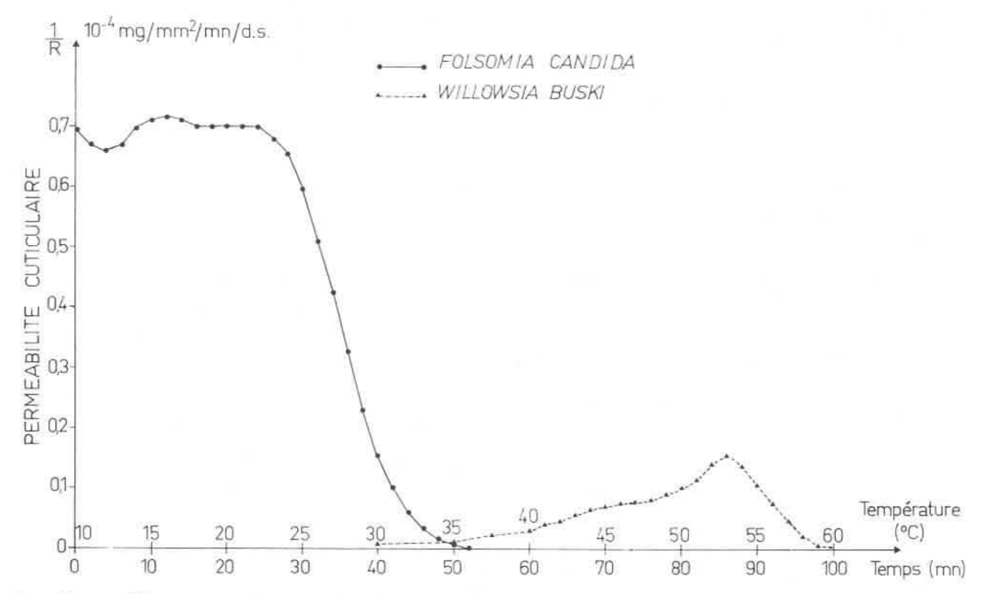


FIG. 5. — Diagrammes de perméabilité cuticulaire en accroissement thermique (0,5° C/mn) et en atmosphère desséchée de *Folsomia candida* (Willem), espèce humicole, et de *Willowsia buski* (Lubbock), espèce corticole. On notera les valeurs élevées de la perméabilité cuticulaire chez *Folsomia candida*, avec l'apparition d'un phénomène homéostatique entre 10° C et 23° C.

ensuite lentement, puis s'accélère à partir de 40° C et il faut attendre la température de 47,5° C pour obtenir une valeur égale à celle mesurée pour *Folsomia candida* à 10° C. La courbe de transpiration passe par un maximum vers 53° C avec un flux égal à 16,728 10^{-4} mg/mm²/mn (E.T. = 3,698), puis décroît pour rejoindre l'axe des abscisses à 60° C.

2. *Évolution des perméabilités cuticulaires chez les deux espèces* (Fig. 5).

De 10° C à 23° C, en atmosphère sèche, la perméabilité cuticulaire de *Folsomia candida* est à peu près constante avec des valeurs moyennes comprises entre 0,714 (E.T. = 0,117) et 0,661 (E.T. = 0,141) 10^{-4} mg/mm²/mn/d.s. ; la courbe de perméabilité présente alors un plateau qui traduit un phénomène d'homéostasie. A partir de 23° C, la perméabilité cuticulaire décroît rapidement et s'annule vers 36° C, lorsque les réserves d'eau corporelle sont épuisées (Fig. 5).

Pour les raisons évoquées plus haut, il n'est pas possible d'évaluer la perméabilité cuticulaire de *Willowsia buski* de 10° C à 30° C en atmosphère sèche. A 30° C, la perméabilité cuticulaire est faible ($\frac{1}{R}$ = 0,007 10^{-4} mg/mm²/mn/d.s. (E.T. = 0,007), elle augmente très légèrement pour atteindre une valeur maximale vers 53° C ($\frac{1}{R}$ = 0,156 10^{-4} mg/mm²/mn/d.s., E.T. = 0,035). La courbe de perméabilité s'incurve ensuite et rejoint l'axe des températures vers 60° C.

Il n'est pas utile de recourir à un test statistique de comparaison pour montrer que la transpiration chez *Folsomia candida* et chez *Willowsia buski* s'effectue de manière différente, et traduit l'adaptation de ces espèces à leur milieu respectif.

IV. — **CONCLUSION**

Les résultats de l'étude sur la résistance à la sécheresse et à la chaleur des deux espèces de Collemboles expliquent sans ambiguïté le partage des biotopes selon deux zones à régimes hydriques différents, offrant cependant les mêmes ressources microbiologiques. *Folsomia candida* est une espèce hygrophile, très sensible à l'augmentation de température ; son aire de développement est limitée aux sols et aux humus à microclimat tamponné, alors que *Willowsia buski* est une espèce xérophile et thermo-résistante, parfaitement adaptée aux conditions de vie corticoles. En effet, *Willowsia buski* est capable de supporter sans dommages des températures supérieures à 45° C en atmosphère desséchée sans s'alimenter en eau libre. Ces conditions thermiques se rencontrent fréquemment dans l'écorce à la partie supérieure des bûches de bois mort lorsqu'elles sont soumises à l'incidence directe du rayonnement solaire. Au cours du mois d'août 1937, en Caroline du Nord (U.S.A.), SAVELY (1939) enregistra des températures maximales sous-corticoles qui ont atteint 48,9° C alors que la température de l'air ambiant était de 33,3° C. Sous nos climats plus tempérés, les écarts thermiques entre le bois mort et l'air sont également importants même en dehors de la période estivale. C'est ainsi que IABLOKOFF (1947) mesura en avril 1947 sous abri une température de 35° C dans

le bois d'un chêne mort en Forêt de Fontainebleau alors que la température de l'air était de 21° C.

A la partie supérieure d'une bûche de bois mort couchée sur le sol, le phénomène de refroidissement sous l'effet endothermique de l'évaporation ne joue pas par suite de la rupture du réseau capillaire qui n'alimente plus en eau la surface de la bûche. De telles situations écologiques, températures élevées liées à des déficits hygrométriques de l'air très prononcés, interdisent à l'espèce hygrophile *Folsomia candida* de fréquenter les mêmes biotopes que *Willowsia buski*.

En revanche, *Willowsia buski* peut côtoyer *Folsomia candida* sur les parties humides des bûches. On peut alors se demander pourquoi l'espèce corticole ne concurrence pas plus activement l'espèce humicole dans le partage des ressources alimentaires. A cette question, nous pouvons avancer deux éléments de réponse.

1. *Folsomia candida* est une espèce parthénogénétique à haut pouvoir de reproduction ; son cycle de développement de l'œuf à l'œuf peut s'effectuer en une vingtaine de jours à 20° C, alors que *Willowsia buski* est une espèce bisexuée dont la durée de développement est largement supérieure à un mois. Cette différence désavantage l'espèce corticole qui serait menacée de succomber sous le nombre d'individus engendrés par l'espèce humicole. Nous avons constaté ce phénomène de concurrence en introduisant quelques individus de l'espèce *Folsomia candida* dans un élevage prospère de *Tomocerus minor*, Collembole comprenant les 2 sexes et vivant dans la litière ; après quelques mois seulement, l'espèce bisexuée avait complètement disparu sous la pression démographique de l'espèce parthénogénétique.

2. Alors que les espèces de Collemboles hygrophiles comme *Folsomia candida* ou mésophiles comme *Tomocerus minor* sont capables de stabiliser leur consommation d'oxygène lorsqu'elles ont la possibilité d'accéder à de l'eau libre, *Willowsia buski*, espèce xérophile, voit au contraire son métabolisme augmenter, comme si les individus n'utilisaient pas l'eau disponible dans le biotope et que seulement des processus cataboliques lui fournissent les quantités d'eau nécessaires à équilibrer sa balance hydrique (VERDIER et VANNIER, 1984). Ainsi, donc, l'espèce corticole se trouverait dans une situation d'inconfort lorsqu'elle fréquente les biotopes humides puisqu'elle fabriquerait de l'eau métabolique sans avoir la possibilité de l'éliminer par transpiration cutanée.

Au-delà de l'objectif qu'il s'était donné, cet article a l'ambition de convaincre le lecteur de la complémentarité des études écologiques et écophysiologiques dans les sciences de l'Environnement. Si l'écologie a pour but de décrire l'organisation des unités biologiques (population) dans un écosystème, l'écophysiologie lui apporte son concours pour expliquer le rôle et la place des espèces selon leur degré d'adaptation au milieu.

RÉSUMÉ

1. Une dizaine de bûches de Bouleau *(Betula alba L.)* sur lesquelles s'est développé un Champignon Basidiomycète *(Pleurotus sp.)* ont servi de modèle expérimental de biodégradation en laboratoire.

2. Deux espèces de Collemboles sont venues spontanément envahir les bûches en occupant des zones différentes. Dans la partie basse humide où le bois en décomposition peut s'émietter à la main, on trouve *Folsomia candida* (Willem), une espèce édaphique humicole, et dans la partie supérieure sèche où l'écorce est encore intacte et le bois de cœur toujours ferme, on rencontre en grand nombre *Willowsia buski* (Lubbock), espèce corticole.

3. Des analyses microbiologiques sur des échantillons de bois n'ont pas montré de différences entre les zones humides et sèches. Dans le but de connaître ce que les insectes mangent, des coupes à travers le tube digestif n'ont pas révélé de différences dans les contenus intestinaux entre les espèces, sauf chez *Willowsia buski* qui semblait ingérer plus de champignons que *Folsomia candida.*

4. Des mesures de transpiration et de perméabilité cuticulaires ont été effectuées sur des adultes en accroissement thermique de 10° C à 60° C, à la vitesse de 0,5° C par minute, et en atmosphère desséchée. *Folsomia candida* a épuisé toutes ses réserves hydriques avant que la température de l'air n'atteigne 35° C et a montré une forte perméabilité cuticulaire qu'elle peut maintenir constante entre 10° C et 23° C. *Willowsia buski* n'a montré aucune perte d'eau qui puisse être détectée entre 10° C et 30° C en atmosphère desséchée ; son taux de transpiration et sa perméabilité cuticulaire ont augmenté par la suite et ont atteint un maximum vers 56° C, puis ont diminué jusqu'à 60° C.

5. En conclusion, on admet que les résultats écophysiologiques obtenus sur la transpiration, la perméabilité cuticulaire et la résistance à la température sont des arguments suffisants pour expliquer le mode de distribution de ces espèces saprophages sur les bûches de bois mort.

Summary

Colonization pattern of two saprophagous insect species in a decaying tree log

1. Ten Birch logs (*Betula alba* L.) which have been attacked by a Basidiomycete fungus (*Pleurotus* sp.) were used as experimental models of biodegradation in lab.

2. Two Collembolan species sponstaneously overgrew on decayed logs occupying distinct areas. In moist lower part where rotten wood could be crumbled with hands, *Folsomia candida* (Willem), an edaphic and humus-dwelling species, was occurred, and in the dry upper part where the bark was still intact and the heartwood always solid, *Willowsia buski* (Lubbock), a true cortical species, was found in great number.

3. Microbial analyses on wood samples did not show any differences between wet and dry areas. In order to learn what foods were eaten by insects, sections through digestive tract were made but did not reveal any qualitative differences in gut content between the two species, except that *Willowsia buski* used to ingest a little more fungi than *Folsomia candida.*

4. Measurement of transpiration rate and cuticular permeability were carried out on adult individuals when temperature was increasing from 10° C to 60° C, at a rate of 0.5° C per minute, and in dried air. *Folsomia candida* used up all its bodily water before air temperature reached 35° C, and showed a higher cuticular permeability that it could keep constant within 10° C and 23° C. *Willowsia buski* showed no measurable water loss from 10° C to 30° C in dried air; its transpiration rate and cuticular permeability increased thereafter and reached a maximum towards 56° C, then decreased as far as 60° C.

5. Accordingly it was concluded that ecophysiological results obtained on transpiration rate, cuticular permeability and thermoresistance are adequate arguments in order to explain the distribution pattern of these saprophagous insect species in decaying tree logs.

Remerciements

Nous remercions M. Jean-François Ponge, Maître-assistant au Muséum National, de nous avoir permis de consulter ses relevés faunistiques de la Forêt de Sénart et d'avoir bien voulu confirmer la diagnose de nos espèces de Collemboles.

Nous remercions également M[me] Françoise Arpin, I.T.A. de l'E.R. 204 du C.N.R.S., pour son aide efficace dans le traitement de nos données écophysiologiques, M[me] Catherine Masson, dessinatrice de l'E.R. 204 du C.N.R.S. pour le soin qu'elle a apporté à nos illustrations, M[me] Françoise Bertay, secrétaire de l'E.R. 204 du C.N.R.S., pour avoir dactylographié notre manuscrit.

Bibliographie

Adams (C. C.), 1915. — An ecological study of prairie and forest invertebrates. *Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist.*, **11**: 30-280.

Blackman (M. W.) & Stage (H. H.), 1918. — Notes on insects bred from the bark and wood of the American larch. *N. Y. State College of Forestry.* Tech. Pub., **10**: 11-115.

Chauvin (G.) & Vannier (G.), 1984. — Effets d'une augmentation de la température ambiante sur la transpiration des larves, nymphes et adultes de *Tinea pellionella* L. (Lepidoptera : Tineidae) placés en atmosphère sèche. *Bolletino di Zoologia*, **50**, 3-4: 91-96.

Dajoz (R.), 1967. — Écologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie. *Vie et Milieu*, **17**, série C : 523-763.

Dajoz (R.), 1974. — Les insectes xylophages et leur rôle dans la dégradation du bois mort. *In : Écologie forestière, la forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*, Éd. Pesson, Gauthier-Villars, Paris : 257-307.

Delamare-Deboutteville (C.), 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Supplément n° 1 à *Vie et Milieu* : 360 p.

Deschamps (A. M.), Mahoudeau (G.), Leulliette (L.) & Lebeault (J. M.), 1980. — Isolation and identification of bark decaying and utilizing bacteria of various origins. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **17**: 577-581.

Felt (E. P.), 1906. — Insects affecting park and woodland trees. *N. Y. State Museum Mem.*, **8**: 877 p.

Findlay (W. P. K.), 1959. — Deterioration of wood by fungi and its prevention by chemical treatments. *Chemistry and industry*, May 30, **22**: 662-665.

Forbes (S. A.), 1883. — Note on insectivorous Coleoptera. *Ill. State Lab. Nat. Hist.*, **1**: 36-60.

Gisin (H.), 1943. — Oekologie und Lebengemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkurzionsgebiet Basels. *Rev. Suisse Zool.*, **50**: 131-224.

Gisin (H.), 1960. — *Collembolenfauna Europas.* Museum d'Histoire Naturelle, Genève, 312 p.

GRAHAM (S. A.), 1920. — Factors influencing the subcortical temperatures in logs. *Minn. State Ent. Report.*, **18**: 26-42.

GRAHAM (S. A.), 1922. — Effect of physical factors in the ecology of certain insects in logs. *Minn. State Ent. Report.*, **19**: 22-40.

GRAHAM (S. A.), 1924. — Temperature as a limiting factor in the life of subcortical insects. *Journ. Econ. Ent.*, **17**: 377-383.

GRAHAM (S. A.), 1925. — The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology*, **6**: 397-411.

IABLOKOFF (A. K.), 1947. — Contribution à l'étude du rôle du facteur hygrométrique dans l'écologie et la biologie des insectes xylophages. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **2**: 88-95.

INGLES (L. G.), 1933. — The succession of insects in tree trunk as shown by the collections from the various stages of decay. *Journ. Entom. Zool.*, **25**: 57-59.

KÄÄRIK (A. A.), 1974. — Decomposition of wood. *In: Biology of plant litter decomposition*, C. H. Dickinson and G. J. F. PUGH Ed., vol. I, Academic Press, London, New York : 129-174.

KILBERTUS (G.) & VANNIER (G.), 1979. — Microbial analysis and weight estimation of feces produced by four sympatric Collembola species in forest litter. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **16**: 169-180.

LEACH (J. G.), ORR (L. W.) & CHRISTIENSEN (C.), 1937. — Further studies on the interrelationship of insects and fungi in the deterioration of felled Norway pine logs. *Jour. Agr. Res.*, **55**: 129-140.

PAWLOWSKY (J.), 1961. — Lamellicorns cariophags in forest biocenosis of Poland. *Ekologia Polska*, série A, **9**: 355-437.

PONGE (J. F.), 1980. — Les biocénoses des Collemboles de la Forêt de Sénart. *In : Actualités d'Écologie forestières*, Éd. P. PESSON, Gauthier-Villars, Paris : 151-176.

REISINGER (O.), 1972. — Contribution à l'étude ultrastructurale de l'appareil sporifère chez quelques hyphomycètes à paroi mélanisée. Genèse, modification et décomposition. *Thèse de Doctorat d'État, Université de Nancy*, n° CNRS A. O. 6237, 192 pages.

SAVELY (H. E.), 1939. — Ecological relations of certain animals in dead pine and oak logs. *Ecological Monographs*, **9**: 321-385.

SILVESTRI (F.), 1913. — Descrizione di nuove ordine di insetti. *Boll. del Labor. di Zoologica gen. et agr. Portici*, **VII**: 192-193.

SMITH (D. N.), 1959. — The natural durability of timber. *Dept. Sci. Industr. Res. Forest Prod. Res. Rec.* (G. B.), **30**: 1-26.

TOUCHOT (F.), KILBERTUS (G.) & VANNIER (G.), 1983. — Rôle d'un Collembole *(Folsomia candia)* au cours de la dégradation des litières de charme et de chêne, en présence ou en absence d'argile. In *New Trends in Soil Biology, Proc. VIII Int. Coll. Soil Zool.*, Louvain-la-Neuve, Ed. Ph. LEBRUN *et al.*, DIEU-BRICHART, Ottignies-Louvain-la-Neuve : 269-280.

TOWNSEND (C. H. T.), 1886. — Coleoptera found in dead trunks of *Tilia americana* L. in October. *Canad. Ent.*, **18**: 65-68.

VANNIER (G.), 1981. — Caractérisation des principaux stades de développement d'*Anatalanta aptera* Eaton 1875 (Insecte Diptère des Iles subantarctiques) par leur diagramme de transpiration. *Colloque sur les Écosystèmes subantarctiques, Paimpont*, 1981, C.N.F.R.A., Paris, **50**: 193-207.

VANNIER (G.) & VERDIER (B.), 1981. — Critères écophysiologiques (transpiration, respiration) permettant de séparer une espèce souterraine d'une espèce de surface chez les Insectes Collemboles. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **18**: 531-549.

VANNIER (G.), 1983. — Rôle de la faune du sol associée à la microflore dans la dégradation des litières. *Bulletin pédagogique trimestriel A.P.B.G., Biologie-Géologie,* **3**: 599-630.

VANNIER (G.) & GHABBOUR (S. I.), 1983. — Effect of rising ambient temperature on transpiration in the cockroach *Heterogamia syriaca* Sauss. from the mediterranean coastal desert of Egypt. In *New Trends in Soil Biology, Proc. VIII Int. Coll. Soil Zool.,* Louvain-la-Neuve, Ed. Ph. LEBRUN *et al.,* DIEU-BRICHART, Ottignies-Louvain-la-Neuve : 441-453.

VERDIER (B.) et VANNIER (G.), 1984. — Modifications de la consommation d'oxygène chez les Arthropodes Terrestres à respiration cutanée soumis à différents déficits hygrométriques de l'air. *C.R. Acad. Sc.,* Paris, *(sous presse).*